Es handelt sich sowohl bei *Manis tricuspis* als auch bei *Manis longicaudata* um *Amblyomma cuneatum* (Neumann), die mir in freundlicher Weise von Dr. J. Colas Belcour bestimmt wurden. Die Cestoden, welche ich im Darm der beiden Schuppentierarten fand, werden von Prof. J. G. Baer bearbeitet.

## LITERATUR

Bigourdan et Prunier. 1937. *Les Mammifères sauvages de l'Ouest africain et leur milieu.* Montrouge, Jean de Rudder.

Dekeyser, P. L. 1953. *Les Pangolins.* Notes Africaines IFAN, Dakar. Nº 57.

Hatt, R. T. 1934. *The Pangolins and Aard-Varks collected by the American Museum Congo expedition.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. LXVI.

Jeannin, A. 1936. *Les Mammifères sauvages du Cameroun.* Paris.

Pocock, R. I. 1924. *The external characters of the Pangolins.* Proc. Zool. Soc. London.

Rahm, U. 1953. *Über einige Säugetierfallen der basse Côte d'Ivoire.* Acta Tropica, Basel.

Schouteden, H. 1930. *Les Pangolins.* Rev. Zool. et Bot. Afr. XVII (4).

---

## Nº 30. **P. D. Nieuwkoop,** Utrecht. — Die neurale Induktion bei Amphibien. Autonomie und Abhängigkeit als Leitprinzipien.

(Hubrecht Laboratorium, Utrecht.)

Die Schule Spemanns hat gezeigt, dass die Neuralinduktion ein vom Urdarmdach abhängiger Prozess ist, der sich während der Gastrulation vollzieht. Von dieser Abhängigkeit leiten sich die Begriffe der Induktion und der Determination ab. Diese Entwicklung führt schliesslich zu dem wohlbekannten Bau des Zentralnervensystems. Spemann zeigte 1931, dass die regionale Gliede-

rung des induzierten Nervensystems zum grössten Teil auf regionalen Unterschieden der Induktion beruhen muss, da der vordere Teil des Urdarmdaches (die junge Urmundlippe) Kopf und der hintere Teil (die alte Urmundlippe) Rumpf und Schwanz induziert. Die regionale Lage des Implantates im Wirt kann jedoch die Induktion beeinflussen, sodass noch kein endgültiges Muster existieren kann. Die Dalcq-Pasteelssche Schule hat 1937/38 den Ursprung der Regionalität auf rein quantitative Unterschiede zurückzuführen versucht und den Begriff des morphogenetischen Potentials entwickelt.

Durch eigene Arbeit am Hubrecht Laboratorium hat sich jedoch in den letzten Jahren das Grundproblem der neuralen Induktion wesentlich verändert.

Mittels einer neuen Technik der Implantation von Ektodermfalten, Nieuwkoop et al. 1952, können die Induktionsverhältnisse lokal qualitativ und quantitativ analysiert werden, da sich die verschiedenen Einflüsse je nach ihrer Stärke in den Falten ausbreiten. Ob man es hier mit Diffusionsvorgängen oder mit ganz anderen Prozessen zu tun hat, ist noch eine offene Frage. Es zeigt sich, dass die Lage des Implantats in der Neuralplatte den Charakter der Induktion bestimmt. Im prächordalen Bezirk bilden sich prosencephale Gehirnteile mit dem Telencephalon in apikaler Position. Im rhombencephalen Gebiet sind die Induktionen recht kompliziert und zeigen eine ganze Serie von Gehirnteilen: basal ein Rhombencephalon und mehr apikal alle mehr kranialen Gehirnteile. Das gilt auch noch für das vorder Rückenmark, obwohl sich hier die prosencephalen Strukturen kaum durchsetzen können und verhältnismässig klein werden. Im kaudalen Rumpf, wo sich basal Rückenmark entwickelt, bilden sich im apikalen Teil des aktivierten Ektoderms als Ausdruck kranialer Tendenzen nur noch rhombencephale Strukturen. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass kompetentes Ektoderm nach künstlicher Aktivierung durch erhöhte oder erniedrigte Wasserstoffionenkonzentration nicht nur neurale sondern auch rein prosencephale Strukturen bildet (Holtfreter 1944-47), wurde die folgende Erklärung der Faltenimplantatversuche entwickelt. Es gibt zwei verschiedene Induktionsprozesse: eine Aktivierung des Ektoderms, welche die Grösse des Neuralgebietes bestimmt und dann zur autonomen Ausbildung prosencephaler Strukturen führt; und 2. ein regionaler Prozess der

Transformation, der je nach der Intensität, die Entwicklung mehr oder weniger stark in kaudaler Richtung ablenkt. In den Falten kommt die Zusammenarbeit autonomer und abhängiger Entwicklungsfaktoren in Form einer abgestuften Gliederung zum Ausdruck. Neuerdings haben wir uns (Nieuwkoop & v. Nichtevegt 1954) noch einer weiteren Technik bedient, der sog. „Sandwich"-Technik. Auch dabei ergab sich der gleiche Gliederungsprozess, doch erfolgte die Gliederung nicht nur in einer Richtung, sondern konzentrisch. Beide Methoden führen zu den gleichen Ergebnissen. Die beiden Induktionswirkungen, welche zur Aktivierung und Transformation führen, haben eine verschiedene Verteilung im Urdarmdach. Sala hat in Utrecht die kranio-kaudale Verteilung mit der Sandwichtechnik untersucht („joint team-work"-Publikation 1955). Die Aktivierung steigt rasch an, hat ihr Maximum am Vorderende des Chordabereichs und sinkt in kaudaler Richtung wieder rasch ab, um im Schwanz-mesodermbereich fast ganz zu verschwinden. Dagegen steigt die Transformation erst im rhombencephalen Gebiet an und nimmt in kaudaler Richtung immer mehr zu.

Wie schon Spemann gezeigt hat, ist der Induktionsprozess ein dynamischer Prozess. Leider hat man den dynamischen Charakter der Induktion später oft zu wenig beachtet, und den Induktionsprozess viel zu statisch betrachtet. Vor kurzem haben Waddington & Yao 1950 wieder auf die Bedeutung der Dynamik hingewiesen.

Frau Eyal-Giladi 1953 hat den dynamischen Charakter klar hervorgehoben, nachdem sie durch die zeitliche und räumliche Unterbrechung der Induktion zeigen konnte, dass während der Gastrulation eine aktivierende Welle, welche vom prächordalen Urdarmdach ausgelöst wird, im Ektoderm von hinten nach vorne geht. Darauf folgt eine Welle von transformierenden Einflüssen, welche während der Gastrulation an Intensität zunimmt, wenn mehr kaudale Teile des Urdarmdaches eingerollt werden. Das bedeutet, dass das präsumptive Rückenmarkgebiet alle Stufen der Aktivierung und Transformation durchläuft, bevor es endgültig zu Rückenmark determiniert wird. Vielleicht gilt dies auch für das Schwanzmesoderm.

Die Versuche von Holtfreter 1944-47 über die künstliche Aktivierung, welche in den letzten Jahren von Yamada 1950 und im vorigen Jahre von Glenister und Hori in Utrecht wieder

aufgenommen wurden, zeigen, dass die aktivierende Wirkung wahrscheinlich ziemlich unspezifischer Natur ist. HORI und NIEUWKOOP 1955 konnten zeigen, dass die Aktivierung dem Alles oder Nichts-Gesetz folgt, indem entweder keine oder eine maximale Reaktion auftritt. Es entwickeln sich nämlich unter der Einwirkung denaturierter Induktoren (Chorda) und unter dem Einfluss schädigender Wirkungen von Salzlösungen prosencephale Gebilde, welche sich, obwohl sie von ganz verschiedener Grösse sein können, in mediane Strukturen des Nervensystems differenzieren: sie bilden entweder kleine telencephale Hemisphären oder Augenstrukturen (Tapetum und bezw. oder Retina). Sind die neuralen Gebilde grösser, so entwickelt sich ein Prosencephalon mit tel- und diencephalen Teilen. HOLTFRETERS Ausdruck „Release mechanism" (Entriegelungs-Vorgang) scheint mir zur Charakterisierung der Aktivierung am besten geeignet. Den entstehenden Gebilden fehlt jede Neuralleistenstruktur! Die Differenzierung ist entweder epidermal oder neural. Die Neuralleistenstrukturen bilden sich durch Auflockerung der peripheren Zellen der Neuralinduktion sobald auch schwach transformierende Einflüsse wirksam sind. Wenn stärkere transformierende Einflüsse wirksam sind, wird die ganze Entwicklungsrichtung offenbar abgelenkt („joint team-work"-Publikation 1955). Es ist sehr interessant, dass die weitere Entwicklung zu Rhombencephalon oder Rückenmark offenbar wieder autonom vor sich geht, wenn der transformierende Einfluss lange genug eingewirkt hat (einige Stunden). Auch hier sind die abhängigen Entwicklungsphasen offenbar kurz, und sind sie zwischen längere Phasen mit autonomer Entwicklung eingeschaltet.

Vor kurzem hat Frl. BOTERENBROOD eine Analyse der Selbstorganisationsfähigkeit des Ektoderms in Angriff genommen. Die Experimente zeigen, dass desaggregierte und nachher reaggregierte vordere Neuralplatte zusammen mit Ektoderm, im Stande ist, nicht nur eine Segregation in Ektoderm, Neuralleiste und Neuralgewebe herbeizuführen, sondern auch alle essentiellen prosencephalen Organdifferenzierungen neu zu bilden. Es zeigen sich verschiedene Organisationstypen, die teilweise von mechanischen Faktoren abhängig sind. Den höchsten Realisationsgrad zeigen die Augen (mediane Strukturen der Neuralplatte), welche oft einen stark dominierenden Einfluss haben (vergleiche LEHMANN 1948). Man darf schon hieraus schliessen, dass im autonomen Segrega-

tionsprozess das Prinzip der physiologischen Dominanz eine sehr wichtige Rolle spielt.

Das kompetente Ektoderm ist offenbar ein hochgeladenes System, in welchem alle Energiequellen und Enzymsysteme schon vorhanden sind, welche für eine vollständige Entwicklung und Differenzierung notwendig sind. Die erste Phase der Induktion, die Aktivierung, ist nur eine Entriegelung dieser wahrscheinlich teilweise inaktiven Systeme. Hierfür kann man der Begriff des morphogenetischen Potenzials, welcher quantitativ verschiedene Aktivitätszustände und nicht gleichberechtigte nebeneinanderstehende Entwicklungsrichtungen voraussetzt, kaum anwenden. Ob man diesen Begriff noch für die Transformation anwenden kann, welche einen quantitativ gestuften Charakter zeigt, ist ebenfalls fraglich, da es sehr gut möglich ist, dass z.B. ein anderes Enzymsystem durch den transformierenden Einfluss deblockiert wird, und dass auch hier eine maximale Leistung autonom zustande kommt.

## LITERATURVERZEICHNIS

Dalcq, A. & J. Pasteels. 1937. Arch. de Biol. 48: 4, 669-710.
— 1938. Bull. Acad. Roy. Méd. Belg., 6e série, 3: 261-308.
Eyal-Giladi, H. 1954. Arch. de Biol. 65: 2, 180-260.
Holtfreter, J. 1944. J. Exp. Zool. 95: 3, 307-340.
— 1945. J. Exp. Zool. 98: 2, 161-209.
— 1947. J. Exp. Zool. 106: 2, 197-222.
Hori, R. & P. D. Nieuwkoop. 1955. Proc. R. Acad. Sci. A'dam (im Druck).
Lehmann, F. E. 1948. Arch. Klaus-Stiftung f. Vererb. forsch. 23: 3/4, 568-573.
Nieuwkoop, P. D. and others 1952. J. Exp. Zool. 120: 1, 1-108.
— & G. v. Nigtevecht. 1954. J. Embryol. exp. Morph. 2: 3, 175-193.
— and collaborators (joint team-work publication). 1955. Proc. R. Acad. Sci. A'dam (im Druck).
Spemann, H. 1931. Roux' Arch. 123: 390-517.
Waddington, C. H. & T. Yao. 1950. J. Exp. Biol. 27: 2, 126-144.
Yamada, T. 1950. Embryologia I: 1, 1-20.